ATLAS de HISTOLOGÍA VEGETAL y ANIMAL

Órganos vegetales

TALLO



Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo.

(Versión: Septiembre 2015)

ÍNDICE

Introducción

En esta sección del Atlas vamos a describir la organización de los tejidos de las plantas cuando se asocian para formar órganos. El complejo cuerpo de una planta vascular es el resultado de una larga evolución que se manifiesta en la existencia de órganos muy especializados y adaptados a la vida terrestre. Órganos como la raíz, que además de fijar la planta al suelo, toma de éste el agua y las sales minerales disueltas, o como los tallos, que sirven de soporte a las hojas, flores y frutos, y conducen el agua y las sales minerales desde la raíz a las hojas y las sustancias elaboradas en las hojas a las zonas de crecimiento y a las raíces. Órganos como las hojas, especializados en captar energía solar, producir sustancias orgánicas por medio de la fotosíntesis y liberar vapor de agua mediante la transpiración, además de estar diseñadas para ofrecer poca resistencia al viento.

En la fase reproductiva de algunas plantas aparecen las flores o inflorescencias, las cuales son consideradas como órganos o, según algunos autores, como un conjunto de órganos que se dividen en parte estéril y en parte fértil. En las flores se forman las macrosporas o gametos femeninos y las microsporas o gametos masculinos. En ellas tiene lugar la fecundación que da lugar a un embrión, el cual quedará latente en una semilla. La semilla está protegida por el fruto y al germinar originará una nueva planta.

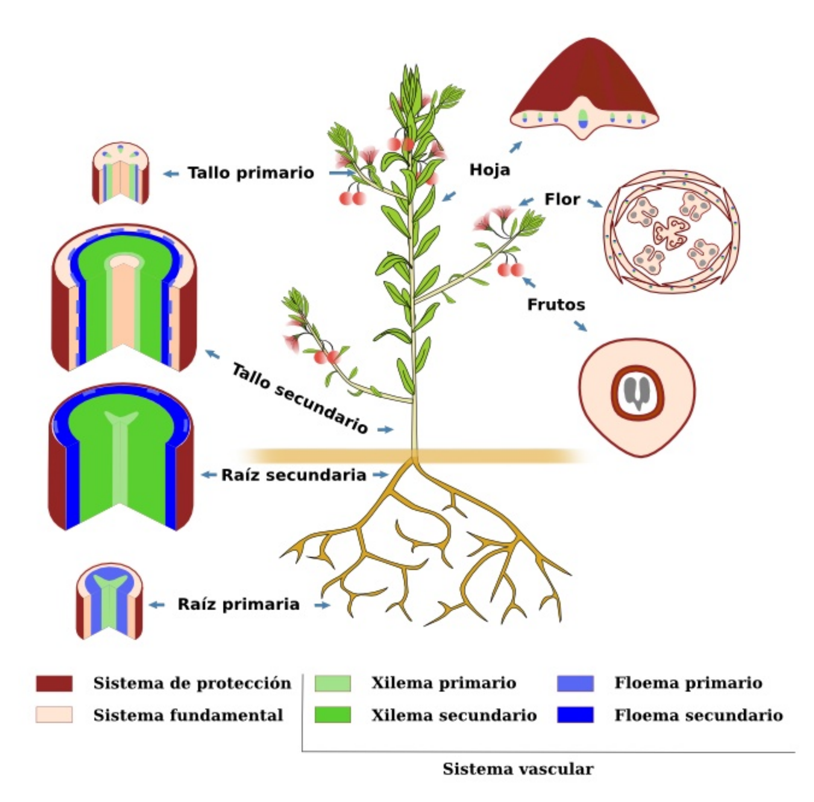
Prácticamente todos los órganos están formados por tres sistemas de tejidos:

El sistema de protección, formado por epidermis y peridermis, se sitúa en la parte superficial de los órganos.

El sistema fundamental, formado por parénquima y por los tejidos de sostén☆, se dispone debajo del sistema dérmico y se extiende hasta la médula.

El sistema vascular, formado por los tejidos conductores xilema y floema, se dispone entre el córtex y la médula.

Estos sistemas se distribuyen de manera característica según el órgano y según el grupo de plantas a la que pertenezca dicho órgano. En este sentido vamos a describir en cada uno de los órganos las diferencias entre gimnospermas y angiospermas, y dentro de estas últimas distinguiremos entre monocotiledóneas y dicotiledóneas.

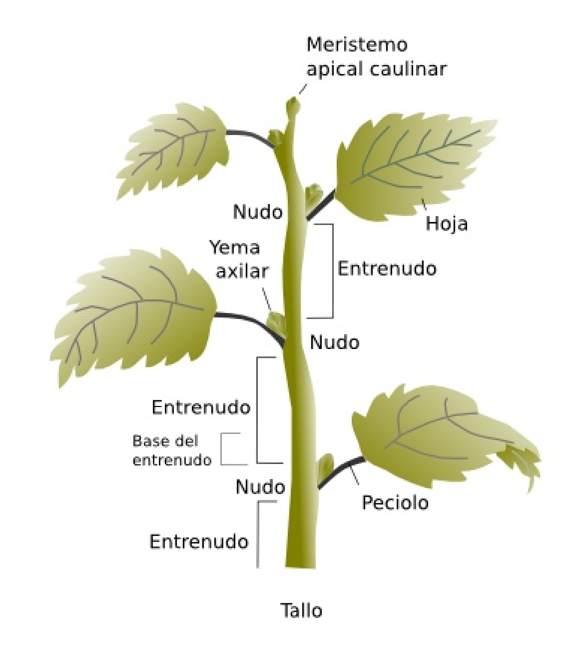


Esquema de los principales órganos de una planta vascular dicotiledónea.

El Tallo

El tallo es la parte aérea de la planta que soporta al resto de los órganos aéreos laterales como son las hojas en la fase vegetativa y las flores o inflorescencias en la fase reproductiva, además de a los órganos derivados de ellas como son los frutos y semillas. Otras funciones típicas del tallo son la conducción, la fotosíntesis y el almacén de sustancias. La forma del tallo (altura, anchura, consistencia, grado de ramificación, etcétera) se denomina porte y su aspecto final depende de la interacción de la información genética de la planta con el medio ambiente.

En el embrión el tallo o vástago está formado por un eje caulinar, en cuyo ápice se encuentra el meristemo caulinar, el cual está protegido por unas pequeñas hojas rudimentarias llamadas primordios de la hojas. Después de la germinación, el meristemo apical caulinar va alargando el eje caulinar formando los nudos y los entrenudos. Al mismo tiempo origina las yemas axilares que son un conjunto de células formadas por un meristemo y unas pequeñas hojas rudimentarias o primordios foliares protegiendo al meristemo. Se puede decir que el tallo es un conjunto de nudos, entrenudos y yemas axilares dispuestos de manera ordenada. Los nudos son el lugar donde se insertan las hojas y las ramas laterales, en cuya base se encuentran las yemas axilares. Los entrenudos, como indica su nombre, son las porciones de tallo que hay entre los nudos y que no tienen apéndices laterales. Al conjunto de nudo, entrenudo y yema axilar se le denomina fitómero, que es modulo que se repite a lo largo del tallo. Este diseño modular de las plantas facilita su construcción y adaptación al medio.

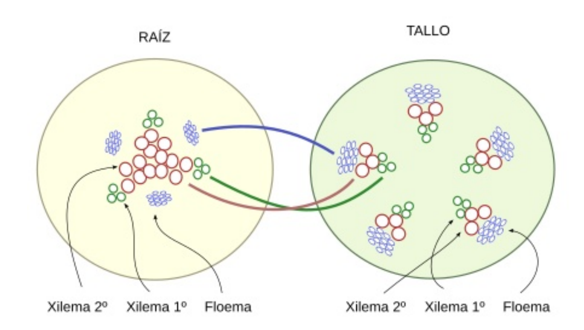


Partes del tallo.

En el tallo se dan dos tipos de crecimientos: el primario y el secundario. En el crecimiento de tipo primario, que poseen todas las plantas al menos en la etapa inicial de su vida, el tallo deriva de la actividad del meristemo apical caulinar, que además origina todos los órganos laterales. Sin embargo, el meristemo intercalar, localizado inicialmente en los entrenudos y reducido posteriormente a la base de éstos, es el responsable de la mayor parte del crecimiento en longitud del tallo. El crecimiento de tipo secundario se da sólo en algunos grupos de plantas como son la mayoría de las dicotiledóneas y en las gimnospermas, y son los meristemos secundarios , cambium vascular y cambium suberoso, los principales responsables del crecimiento en grosor del tallo.

Crecimiento primario

El tallo crece en longitud formando al mismo tiempo los órganos laterales (ramas, hojas, flores y frutos), y, además, crece en grosor. Este crecimiento en grosor puede ser de dos tipos: crecimiento primario o secundario. Los tallos con crecimiento primario son aquellos en los que el crecimiento en longitud y en grosor depende de los meristemos apicales y de los meristemos intercalares. Mientras que en los tallos con crecimiento secundario, el crecimiento en grosor se debe a los meristemos cambium vascular y felógeno☆. Todas las plantas presentan crecimiento primario. La mayoría de las monocotiledóneas sólo tienen este tipo, mientras que la mayoría de las dicotiledóneas y todas las gimnospermas tienen tallos que pasan de un crecimiento primario a otro secundario.



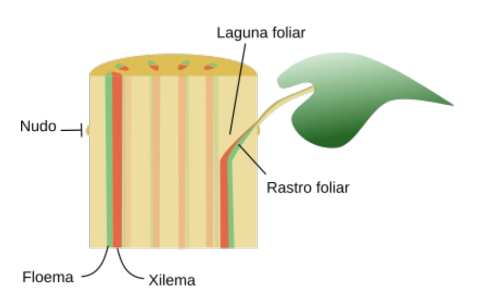
Cambio en la organización de los vasos conductores entre la raíz y el tallo.

En general, en un tallo que está en crecimiento primario observamos desde su superficie hasta su eje central los siguientes tejidos:

Epidermis. Es una lámina, habitualmente formada por una sola capa de células que presentan cutina y ceras en sus paredes. Es común encontrarse estomas☆ y tricomas☆, pero generalmente en menor número que en las hojas.

Corteza. Es una capa de células que se dispone inmediatamente debajo de la epidermis. Sus células son parenquimáticas y pueden ser fotosintéticas o de almacenamiento. Generalmente la región más externa de la corteza lo ocupa un tejido de sostén que puede ser colénquima o esclerénquima☆, como en el caso de monocotiledóneas. Ocasionalmente en la corteza encontramos esclereidas, células secretoras, y en unos pocos grupos de plantas aparecen estructuras especilizadas como los laticíferos.

Tejidos vasculares. Los tallos en crecimiento primario de los diferentes grupos de plantas se diferencian entre sí por la disposición de los tejidos vasculares: el xilema y el floema primarios☆. Éstos se agrupan formando haces colaterales, es decir, el floema primario es externo en relación al xilema. Así, en una monocotiledónea típica los haces se disponen aislados y dispersos en el parénquima, organización denominada atactostela, mientras que en las dicotiledóneas y gimnospermas el floema y el xilema primarios se encuentran formando un círculo, dejando entre ellos un parénquima denominado interfascicular☆, organización denominada eustela.



Desviación de los haces vasculares del tallo hacia una hoja.

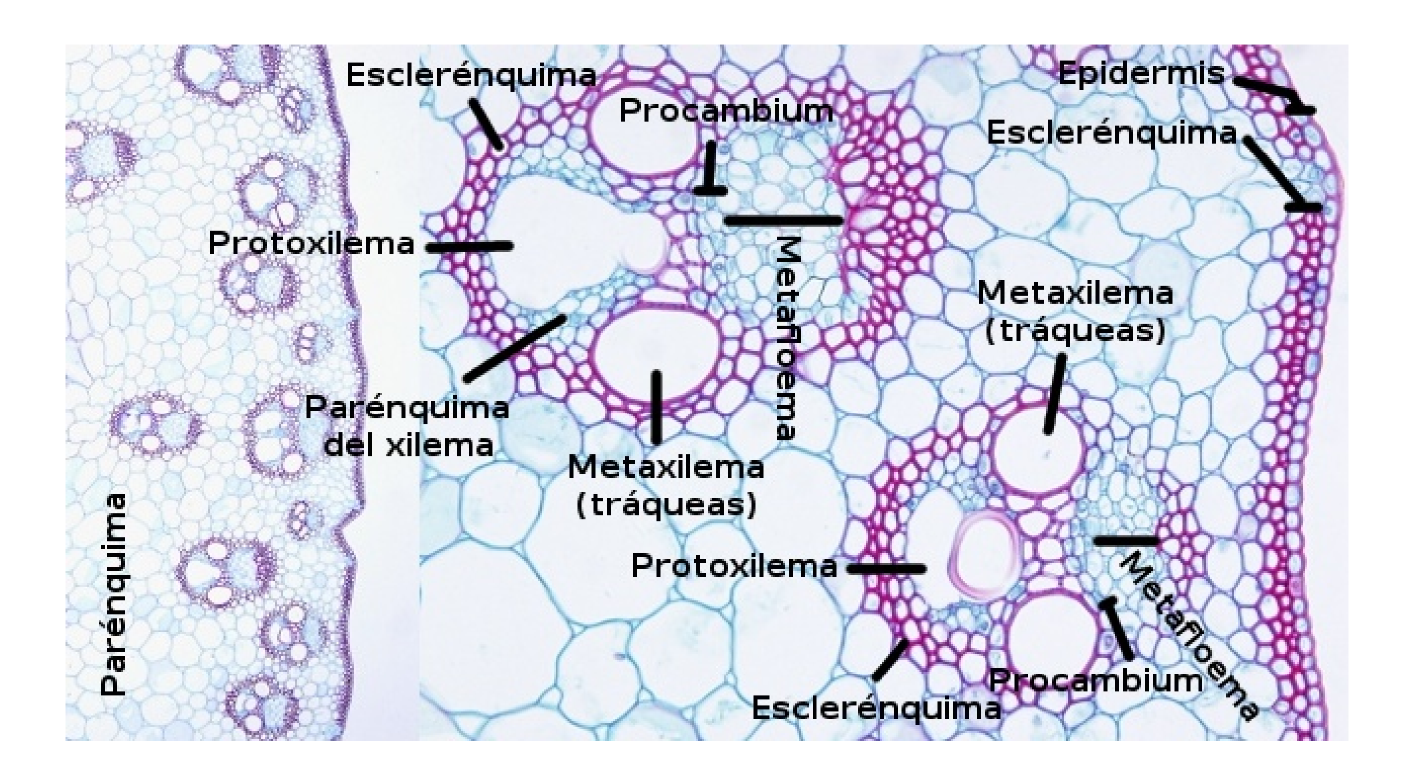
La organización de los haces vasculares es diferente en el tallo respecto a la raíz. En la raíz el xilema y el floema se disponen de manera alterna, y dentro del xilema, el metafloema es interno respecto al protofloema. En el tallo el floema es interno respecto al xilema, y dentro del xilema, el protofloema es interno respecto al metaxilema. Es decir, se floema y xilema cambian sus posiciones y el xilema sufre una rotación. Sin embargo, los dos vasos de ambas organizaciones, la de la raíz y la del tallo, han de estar conectadas, cosa que ocurre en la zona de transición entre raí y tallo. Por tanto, el xilema y el floema tienen las posiciones cambiadas y el xilima está rotado cuando se comparan raíces y tallos.

Cuando se sigue el cilindro vascular a lo largo del tallo se puede observar que algunos haces se desvían lateralmente para dirigirse hacia las

hojas, estableciéndose así una continuidad entre los tejidos vasculares del tallo y los órgano periféricos. El haz que se desvía se denomina rastro foliar y deja un hueco en el cilindro vascular denominado laguna foliar. Esto ocurre en los nudos y puede haber varios rastros foliares en cada nudo.

Médula. Es una región que ocupa la parte más interna del tallo, y puede estar hueca (sin tejidos) u ocupada por tejido parenquimático.

Tallo primario de monocotilédonea



Tallo: Crecimiento primario. Monocotiledónea.

Especie: maíz (*Zea mays*)

Técnica: corte de vibratomo teñido con safranina/azul alcián

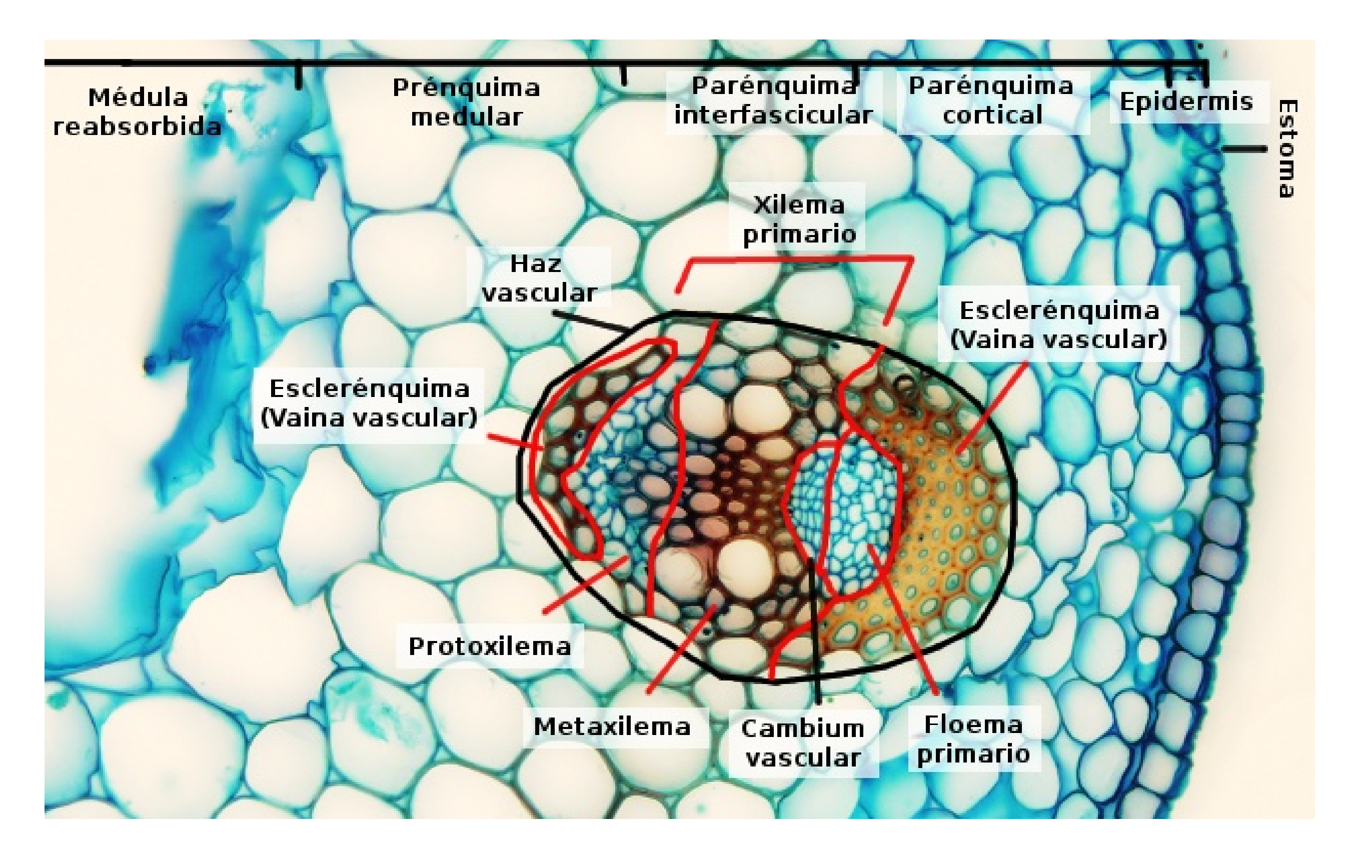
En esta sección transversal de un tallo de maíz se aprecian los haces vasculares dispuestos de manera independiente y dispersos en el parénquima, dos características que nos dicen, la primera, que estamos ante un tallo primario y, la segunda, que se trata de una planta monocotiledónea.

La epidermis está formada por una capa de células ligeramente cutinizada. Otra característica de las plantas monocotiledóneas es la presencia de una o dos capas de esclerénquima debajo de la epidermis, sustituyendo al colénquima presente en otros grupos de plantas. El resto de la zona cortical y medular del tallo, además de por los vasos conductores, está formado por células parenquimáticas, las cuales pueden tener cloroplastos si se localizan próximas a la superficie.

Cada haz vascular está rodeado por fibras de esclerénquima que forman una vaina denominada fascicular. El floema primario está constituido casi enteramente por metafloema. Sólo en algunos haces vasculares podemos observar unas pocas células aplastadas y pegadas a la vaina fascicular que forman el protofloema. En el caso de las monocotiledóneas se aprecia muy bien en el metafloema la diferencia entre tubo criboso y célula acompañante (ver apartado de tejidos conductores).

El xilema primario también sufre modificaciones durante el desarrollo de los haces vasculares, pero en este caso está representado por una cavidad lisígena formada tras la lisis del protoxilema primitivo, el cual queda destruido durante las primeras fases del crecimiento. Cuando se completa el crecimiento el xilema primario se denomina metaxilema. En este caso está formado por dos grandes tráqueas o vasos entre las cuales encontramos fibras de esclerénquima.

Tallo primario de dicotiledónea

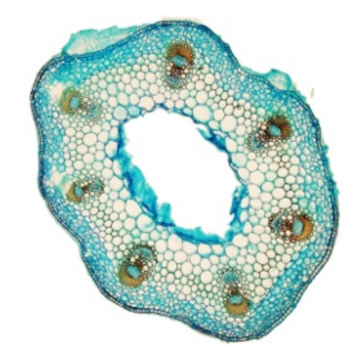


Órgano: tallo, crecimiento primario. Dicotiledónea.

Especie: Botón de oro (*Rannunculus repens*)

Técnica: corte de vibratomo teñido con safranina/azul alcián.

En este tallo el aspecto independiente de los haces vasculares (podemos decir que se pueden contar) nos revela que está en crecimiento primario. Además, su disposición en circulo (ver imagen de abajo) añade información sobre el probable grupo de plantas al que pertenece, una dicotiledónea o a una gimnosperma. Sin embargo, la presencia de tráqueas en el xilema señala que el tallo primario pertenece a una dicotiledónea.



Tallo primario de dicotiledónea.

Como tejido protector este tallo presenta una epidermis uniseriada de células poco cutinizadas debajo de la cual se extiende un parénquima cuyas células dejan espacios intercelulares más o menos amplios, principalmente en la zona cortical. Los haces vasculares, de tipo colateral abierto, están protegidos externamente por la vaina fascicular de esclerénquima, teñidas de rojo por la presencia de lignina en sus paredes celulares secundarias. Debajo de la vaina, el floema primario está formado por tubos cribosos a los que se asocian células más pequeñas llamadas células anexas. Dentro de este grupo de células apretadas que se han teñido de azul, por la ausencia de pared celular secundaria, también podemos observar el cambium vascular, células de aspecto más cuadrangular que separan el floema primario del xilema primario☆. En este tejido es posible distinguir el metaxilema, flanqueado por las tráqueas entre las que se encuentran fibras de esclerénquima, del

protoxilema, formado casi exclusivamente por células parenquimáticas.

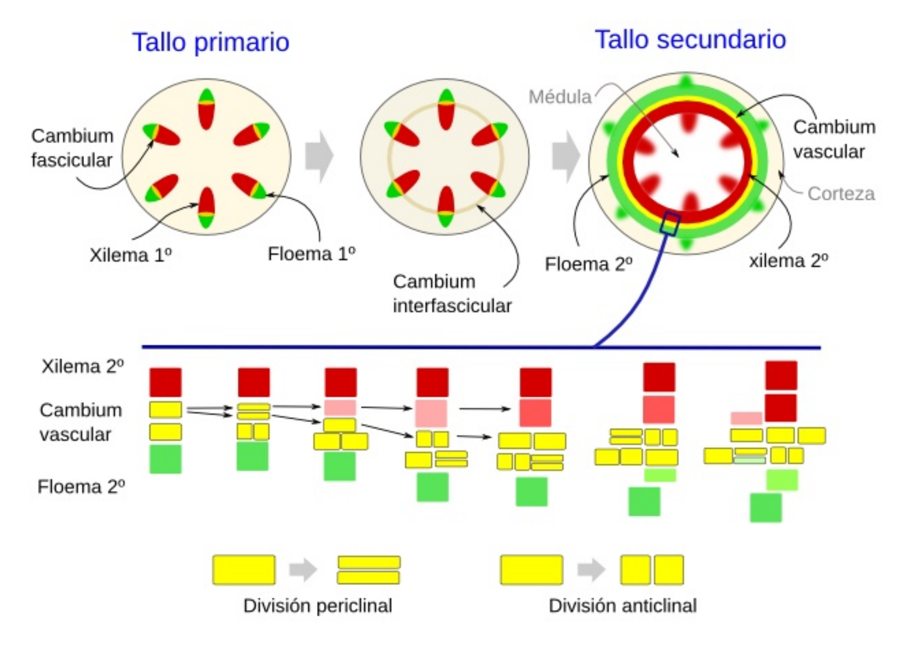
La zona medular de este tallo se ha reabsorbido, quizá como una adaptación al medio más bien húmedo en el que viven estas plantas.

Crecimiento secundario

El crecimiento secundario del tallo es una consecuencia de la actividad del cambium vascular☆. Es propio de las plantas gimnospermas y de la mayoría de las dicotiledóneas. Muy pocas monocotiledóneas lo presentan y ninguna pteridofita (helechos y afines).

Durante el cambio de crecimiento primario a secundario lo primero que ocurre es la formación del meristemo denominado cambium vascular a partir del procambium y de la desdiferenciación del parénquima interfascicular☆. El cambium vascular completamente desarrollado tiene generalmente forma de cilindro completo, sus células se dividen y diferencian originando floema secundario hacia fuera y xilema secundario☆ hacia dentro. De esta manera los tejidos vasculares primarios, formados previamente, van alejándose uno de otro y sobresalen de los cilindros de tejido vascular secundario como pequeños grupos a modo de uñas.

La actividad del cambium vascular produce unos anillos de crecimiento anuales que quedan internos al propio meristemo, por lo que el cambium vascular progresivamente se aleja del eje del tallo. Esto es lo que produce el crecimiento en grosor de los tallos. Los elementos más antiguos producidos por el cambium vascular son los más alejados y los recién formados están en contacto con el propio cambium vascular. En los tallos leñosos aparecerá posteriormente otro meristemo más superficial que es el felógeno☆, del cual deriva la peridermis o corteza del tallo, y que sustituye a la epidermis existente hasta ese momento.



Transfromación de un tallo primario en un tallo secundario gracias a la generación del cambium vascular a partir del cambium fascicular y el interfascicular.

En las plantas dicotiledóneas herbáceas es normal que el cambium vascular no forme tejidos de manera homogénea en toda la circunferencia del tallo. En estos casos el cambium fascicular (localizado entre los vasos conductores) es el único que forma vasos, mientras que el cambium interfascicular sólo produce un tipo celular especializado denominado fibras. Así se forma un anillo de xilema que no es homogéneo sino que tiene sectores especializados en la conducción y sectores especializados en funciones de tipo mecánico. En otros casos, como la vid, el cambium interfascicular sólo da parénquima.

En un tallo con crecimiento secundario típico nos encontramos con las siguientes estructuras desde fuera hacia adentro:

Peridermis. Se produce por el meristemo lateral denominado felógeno. Aparece en los tallos con crecimiento secundario desarrollado. La parte más externa o súber se convierte en lo que vulgarmente denominamos corteza. Es el tejido más superficial y sirve de protección al tallo.

Haces vasculares

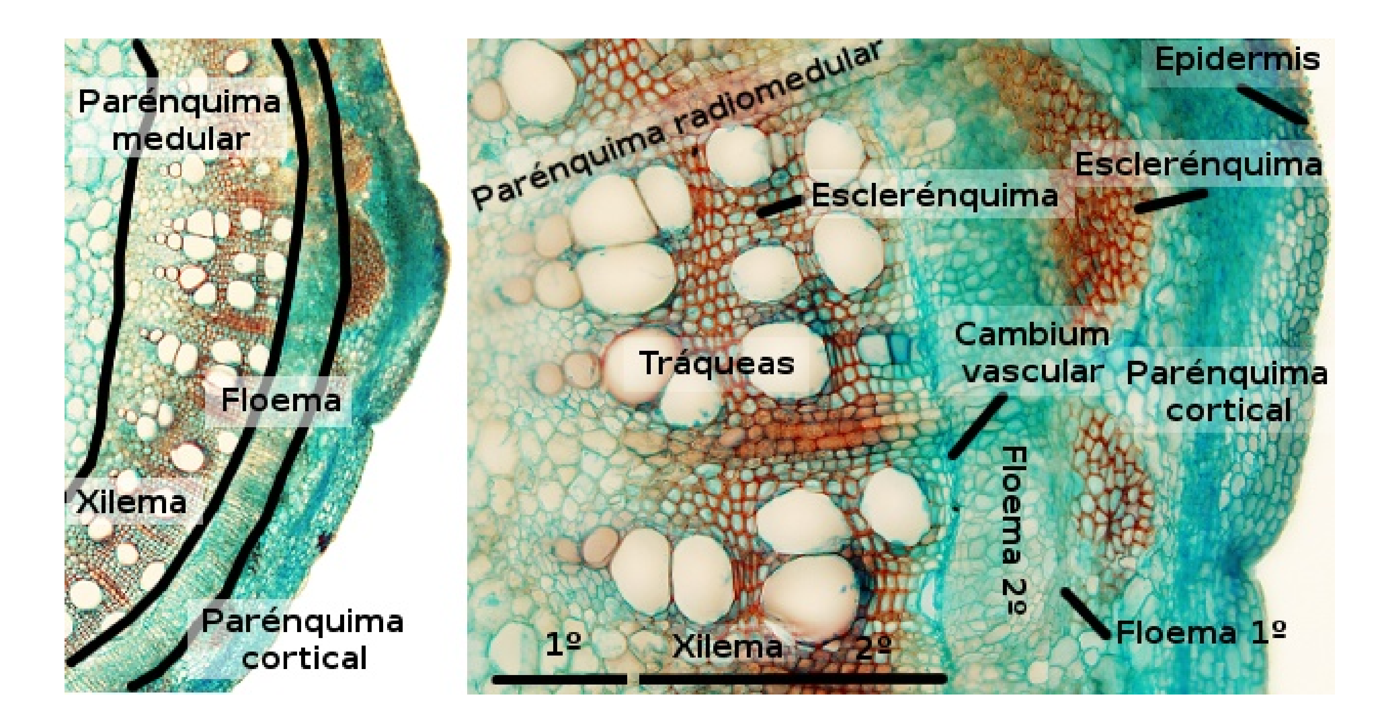
Floema secundario. Producido por el cambium vascular hacia la superficie del tallo. Las partes más viejas, las más externas, van degenerando progresivamente y formando parte de la corteza. El floema secundario más reciente, próximo al cambium vascular, está formado por células parenquimáticas, tubos cribosos y células acompañantes.

Cambium vascular. Meristemo lateral responsable de la producción de xilema y floema secundarios.

Xilema secundario. Producido por el cambium vascular hacia el interior de la planta. Es el tejido que va conformando la mayor parte de la madera de los troncos y es el que forma los anillos de crecimiento anules. En su mayor parte es tejido muerto. En las zonas próximas al cambium, las más recientes, el xilema secundario está formado por células parenquimáticas, fibras de esclerénquima, traqueidas y elementos de los vasos.

Médula. Es tejido localizado en la parte más interna del tallo, formado por células parenquimáticas. La médula se encuentra rodeada por el xilema primario. En los tallos leñosos es tejido muerto y su diámetro es de unos pocos milímetros.

Tallo secundario de dicotiledónea



Órgano: tallo, recimiento secundario. Dicotiledónea.

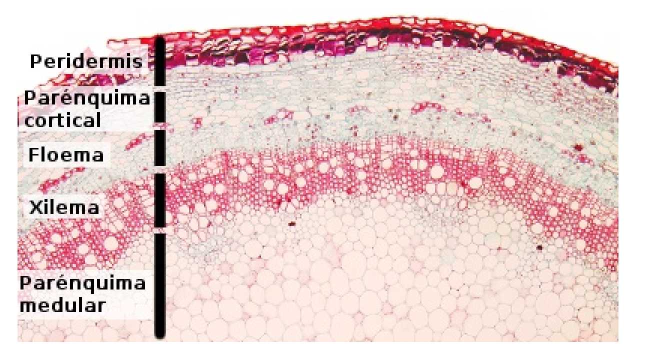
Especie: vid *(Vitis vinifera)*.

Técnica: corte de vibratomo teñido con safranina/azul alcián.

La imagen es de un tallo secundario ya que no podemos discriminar haces vasculares de manera clara ya que los haces vasculares con parénquima interfascicular han desaparecido. La presencia de tráqueas en el xilema nos indica que es una dicotiledónea.

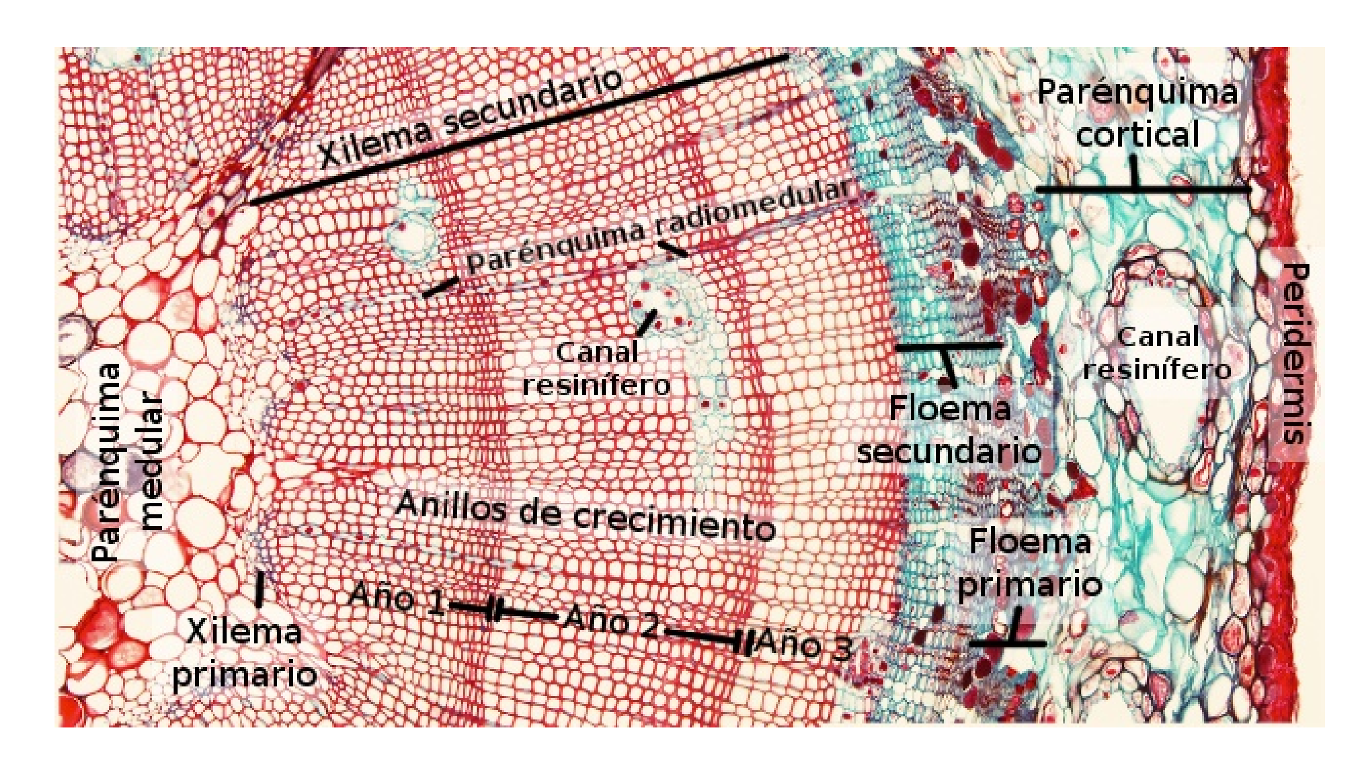
Observamos una epidermis☆ sencilla casi sin cutinizar y debajo un parénquima cortical de células apretadas entre el cual se disponen grupos de fibras de esclerénquima ☆ formadas durante el crecimiento primario, donde formaban parte de la vaina fascicular. Las células del floema primario (metafloema)☆ quedan muy apretadas debajo de estas células de esclerénquima. Sin embargo, en el floema secundario☆ se distinguen característicamente dos sistemas de células: las que se disponen verticales o axiales (paralelas al eje del tallo), bajo el floema primario, y las células horizontales del parénquima radiomedular (perpendicular al eje del tallo), que son continuas con las del xilema secundario. En el sistema vertical del xilema secundario se pueden observar las grandes tráqueas entremezcladas con fibras de esclerénquima. El xilema primario☆ sobresale como uñas en el parenquima medular y está formado por tráqueas de menor diámetro y por células parenquimáticas. Entre el xilema y el floema secundario se extiende el cambium vascular, que aparece como una línea continua circular☆.

Este tallo no tiene un crecimiento secundario completo ya que sólo presenta crecimiento en espesor en los tejidos vasculares y aún no ha aparecido la peridermis.



Tallo secundario con peridermis. En este tallo de un saúco se ha desarrollado el cambium suberoso o felógeno, que produce hacia afuera súber y hacia el interior felodermis.

Tallo secundario de gimnosperma



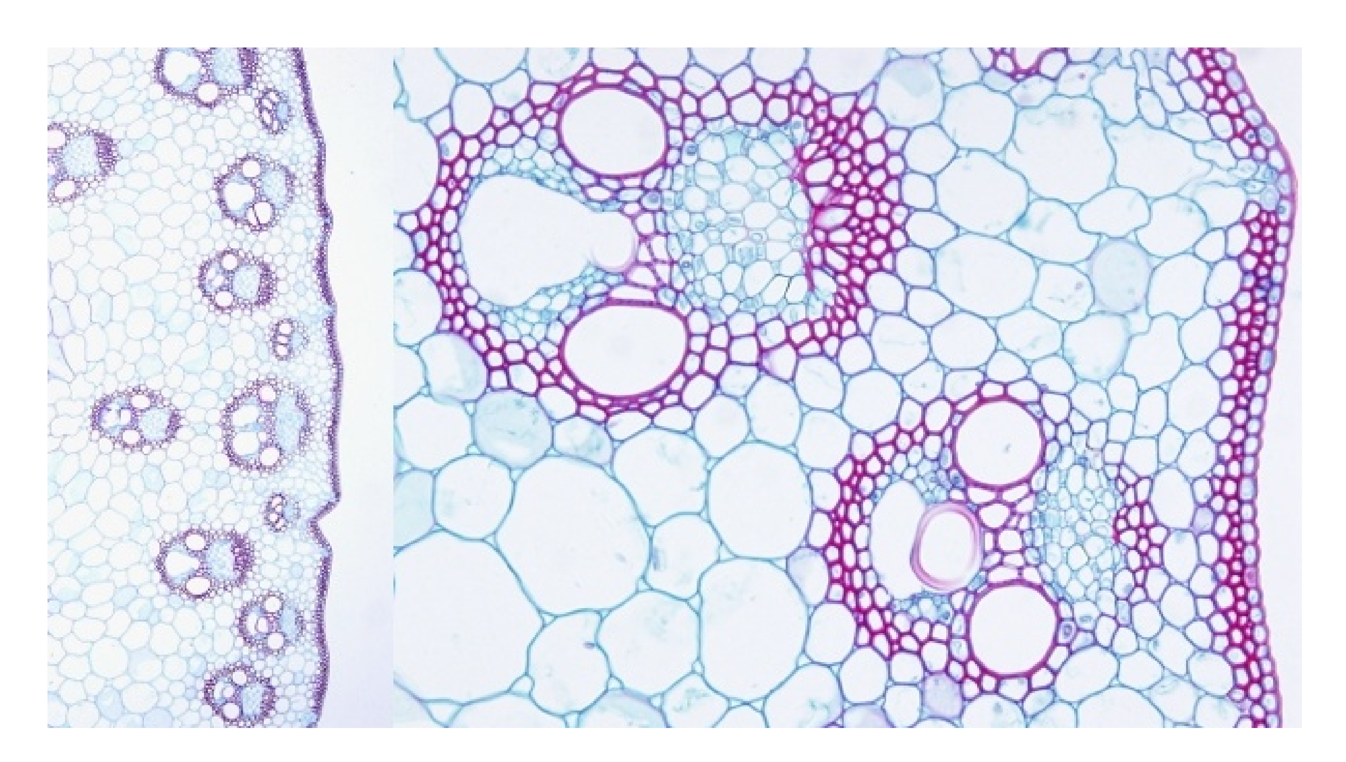
Órgano: tallo, recimiento secundario. Gimnosperma.

Especie: pino (*Pinus sp*).

Técnica: corte en parafina teñido con safranina / azul alcián.

En este tallo de gimnosperma el crecimiento secundario es completo ya que al crecimiento en espesor de los tejidos vasculares le ha seguido la formación de la peridermis, que se encuentra relativamente desarrollada. Debajo de la peridermis se encuentra un parenquima cortical de células con organización laxa y con abundantes espacios intercelulares. Son característicos los canales resiníferos de gran tamaño (ver tejidos de secreción interna). El floema y el xilema son fácilmente distinguibles por su coloración, rojiza y azul-alcián respectivamente. El floema se divide en dos tipos, el primario, en contacto con el parénquima cortical, e inmediatamente después el floema secundario formado por células apiladas y ordenadas. Hacia adentro se encuentra el xilema secundario que en gimnospermas muestra un aspecto homogéneo debido a la ausencia de tráqueas. Está formado por traqueidas y fibras de esclerénquima, indistinguibles unas de otras, y carece de parénquima axial. Entre las células del xilema secundario se encuentran pequeños canales resiníferos. El parénquima radiomedular situado entre el xilema es típicamente uniseriado, una fila de células, en gimnospermas. Como la actividad del cambium vascular es periódica y origina células con diferencias en el grosor de la pared celular, las traqueidas y las fibras de esclerénquima originadas en primavera presentan menor grosor que las que se originan en otoño. La diferencia de volumen de los elementos del xilema determina la imagen en anillos de crecimiento anuales que se pueden observar en secciones transversales. En esta sección de tallo de pino el xilema secundario nos informa que este tallo tiene alrededor de tres años, pero además que las células más cercanas al cambium vascular son gruesas, por lo que se deduce que fue en otoño cuando se taló. El xilema primario, o más concretamente el metaxilema, de un color azulado pálido, está formado por pequeños grupos de células que sobresalen de manera discontinua en el parénquima medular. El parénquima medular está formado por grandes células parenquimáticas que destacan en tamaño sobre las demás células del tallo.

Tallo primario de monocotilédonea

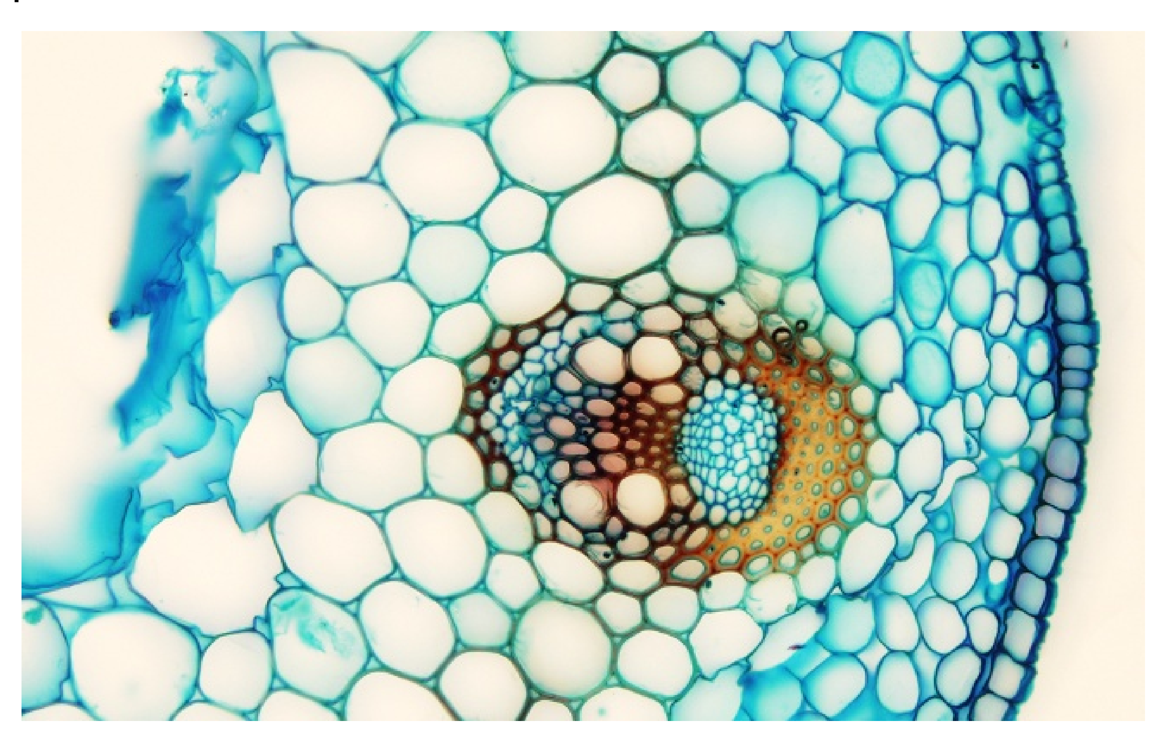


Tallo: Crecimiento primario. Monocotiledónea.

Especie: maíz (*Zea mays*)

Técnica: corte de vibratomo teñido con safranina/azul alcián

Tallo primario de dicotiledónea

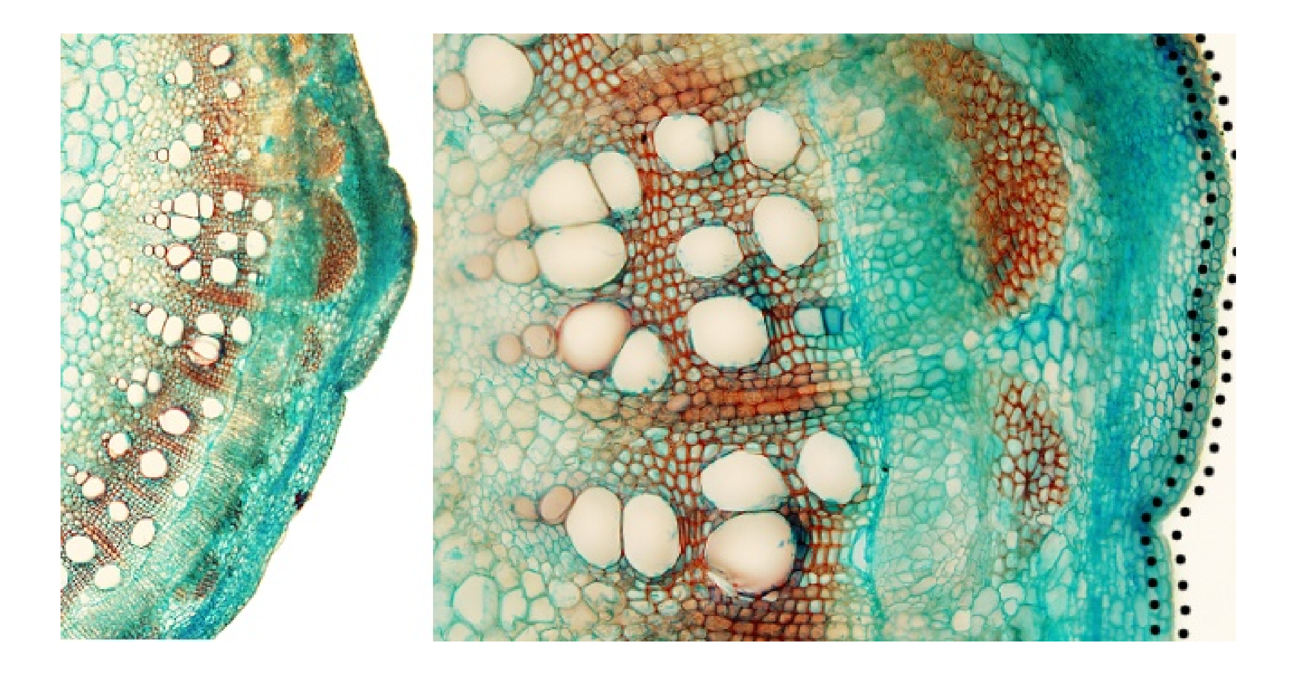


Órgano: tallo, crecimiento primario. Dicotiledónea.

Especie: Botón de oro (*Rannunculus repens*)

Técnica: corte de vibratomo teñido con safranina/azul alcián.

Tallo secundaria de dicotiledónea

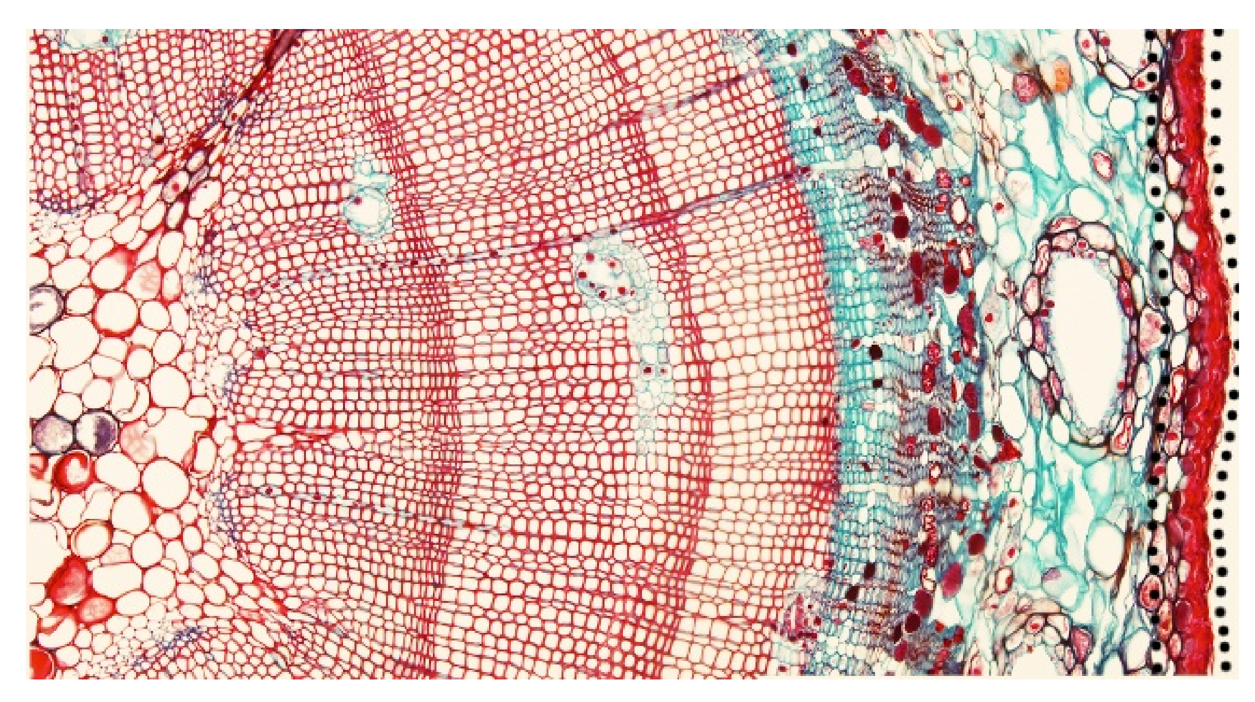


Órgano: tallo, recimiento secundario. Dicotiledónea.

Especie: vid *(Vitis vinifera*).

Técnica: corte de vibratomo teñido con safranina/azul alcián.

Tallo secundario de gimnosperma



Órgano: tallo, recimiento secundario. Gimnosperma.

Especie: pino (*Pinus sp*).

Técnica: corte en parafina teñido con safranina / azul alcián.